

Deux Oxyures parasites de *Petromus typicus*, un Rongeur sud-africain archaïque

par Jean-Pierre HUGOT

Résumé. — Un Oxyuridae, *Acanthoxyurus shortridgei* Mönnig, 1931, et un Heteroxyenematidae, *Heteroxyenema cafer* n. sp., ont été rencontrés simultanément chez *Petromus typicus*. *A. shortridgei*, qui s'oppose par une série de caractères très évolués aux autres espèces du genre, toutes parasites d'Anomalures, devient le type d'un nouveau sous-genre : *Petronema*. La présence chez un Rongeur Hystricognathe d'un Oxyure d'Anomalure hyper-évolué est interprétée comme une capture. *H. cafer*, décrit sur des femelles, est provisoirement rattaché au genre *Heteroxyenema* dans un nouveau sous-genre, *Nadinema*. *H. cafer* est le seul Heteroxyenematidae décrit chez un Rongeur Hystricognathe éthiopien ; la répartition des autres espèces du genre *Heteroxyenema* en deux blocs, l'un parasite de Sciuridés holarctiques, l'autre de Caviomorphes néotropicaux, reste énigmatique. La présence chez le même hôte d'un Oxyuridae et d'un Heteroxyenematidae est fréquente chez les Rongeurs, exceptionnelle chez d'autres Mammifères.

Abstract. — Two Oxyurids parasites of the South-African Rock-Rat are studied : *Acanthoxyurus shortridgei* Mönnig, 1931 (Oxyuridae) and *Heteroxyenema cafer* n. sp. (Heteroxyenematidae). *A. shortridgei*, which its very specialized characters oppose to the five other species of the genus, all parasites in Anomalurid Rodents, is considered as the type-species of a new sub-genus : *Petronema*. The presence of a very evolved parasite of Anomalurids in an Hystricognathi Rodent is interpreted as a "capture". *H. cafer* n. sp., described only by the females, is provisionally related to the genus *Heteroxyenema* and considered as the type-species of a new sub-genus : *Nadinema*. *H. cafer* is the first Heteroxyenematidae described in an Ethiopian Hystricognathi Rodent. By now it seems still difficult to interpret the distribution of the remaining species of *Heteroxyenema*, in Holarctic squirrels on the one hand, in Neotropical Caviomorpha on the other hand. The simultaneous presence of both an Oxyuridae and a Heteroxyenematidae in the same host is frequent in Rodents, but is exceptional in other Mammals.

J.-P. HUGOT, Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire des Vers, associé au CNRS, 61, rue Buffon, 75231 Paris cedex 05.

Deux Oxyures peuvent parasiter simultanément le tube digestif de *Petromus typicus* A. Smith, Rongeur Hystricognathe Phiomorphe¹ : un Oxyuridae : *Acanthoxyurus* (*Petronema*) *shortridgei* Mönnig, 1931, n. subgen. ; un Heteroxyenematidae : *Heteroxyenema* (*Nadinema*) *cafer* n. subgen. n. sp.

1. Les Phiomorphes, exclusivement africains à leurs origines, sont représentés actuellement par les Thryonomyidés (*Petromus* et *Thryonomys*), les Bathyergidés (Rongeurs fouisseurs africains) et les Hystricidés (Pore-épics de l'Ancien Monde) (voir LAVOCAT, 1973, CHALINE et MEIN, 1979). Les Phiomorphes constituent avec les Caviomorphes (Rongeurs sud-américains) le groupe des Hystricognathes. Certains auteurs (LAVOCAT, 1971 ; HOFFSTETTER, 1972 ; CHALINE et MEIN, 1979) opposent les Hystricognathes, considérés comme monophylétiques, à l'ensemble des autres Rongeurs : les Sciurognathes.

La morphologie, la position systématique et les affinités évolutives de ces deux parasites font l'objet du présent travail.

***Acanthoxyurus (Petronema) shortridgei* Mönnig, 1931, n. subgen.**

MATÉRIEL. — Nombreux parasites collectés dans les tubes digestifs de plusieurs *P. typicus* provenant d'Afrique du Sud : 1) Institut de Recherche vétérinaire (ONDERSTEEPOORT coll., 1912), dix femelles adultes à différents stades de maturité, MNHN 133 KH. — 2) Collection du Laboratoire de l'École de Médecine : a) Upington area, 76-12 : 13, quatre femelles adultes gravides, MNHN 199 KB ; 71-29 : 2, quinze femelles adultes à différents stades de maturité, MNHN 200 KB ; 76-12 : 14, trois mâles adultes, MNHN 201 KB. b) Pella Kenhardt District, 76-19 : 11, quatre mâles adultes associés à onze femelles d'*Heteroxynema cafer*, MNHN 202 KB.

DESCRIPTION

Caractères céphaliques : Dans les deux sexes, bouche limitée par six lobes labiaux (fig. 1B et 3H) ; terminaisons nerveuses étroitement regroupées sur deux pédoncules en position latéro-dorsale (fig. 1B, 2A, B et E) ; bouclier céphalique prolongé par deux forts crochets dorsaux et deux ailes cervicales bilobées, déportées dorsalement (fig. 1, 2 et 3) auxquels est annexée une musculature très différenciée (fig. 2 C et D et 3 E).

Caractères cuticulaires : Dans les deux sexes il existe une ornementation de la cuticule dorsale, à la base de chacune des ailes cervicales (fig. 2 A, C et D), et une aile latérale orientée ventralement, s'arrêtant brusquement au niveau de la vulve chez la femelle, et du premier mamelon chez le mâle (fig. 1A, 2F, 3A, B et D). Chez la femelle, en arrière de la vulve, la cuticule porte une ornementation figurée en 3G. Chez le mâle, en arrière du pore excréteur et jusqu'au cloaque, la cuticule ventrale est ornée par des séries de crêtes longitudinales parallèles et par deux mamelons (fig. 1 et 2) ; l'ensemble de cette ornementation est légèrement dissymétrique par rapport au plan sagittal (fig. 2F, G, et H).

Le spécimen représenté en 1 A porte une selle de copulation déposée par un autre mâle. Il s'agit d'un exemple d'aberration copulatoire déjà signalée par SEURAT (1920).

Caractères génitaux femelles : Vulve en relief (fig. 3A et D) suivie chez les jeunes adultes par un rétrécissement important du diamètre du corps (fig. 3A). Vagin marqué en arrière de la vulve par une série de plis longitudinaux crénelés (fig. 3C et F) ; le vagin dirigé antérieurement est très long ; chez les femelles gravides de forte taille (fig. 3D) on peut y distinguer quatre segments bien différenciés (fig. 4A, B, C et D). Œuf triangulaire entouré par une double coque, non operculé, non embryonné.

Mensurations (voir tabl. I).

DISCUSSION

Les caractères et les mensurations de nos spécimens concordent avec ceux d'*Acanthoxyurus shortridgei* Mönnig, 1931, décrit chez le même hôte.

Le genre *Acanthoxyurus* Sandground, 1928 (sensu Quentin 1974), comprend actuellement cinq autres espèces toutes parasites de Rongeurs Anomalurinés. Les six espèces du genre ont en commun la présence chez les femelles de crochets céphaliques dorsaux et

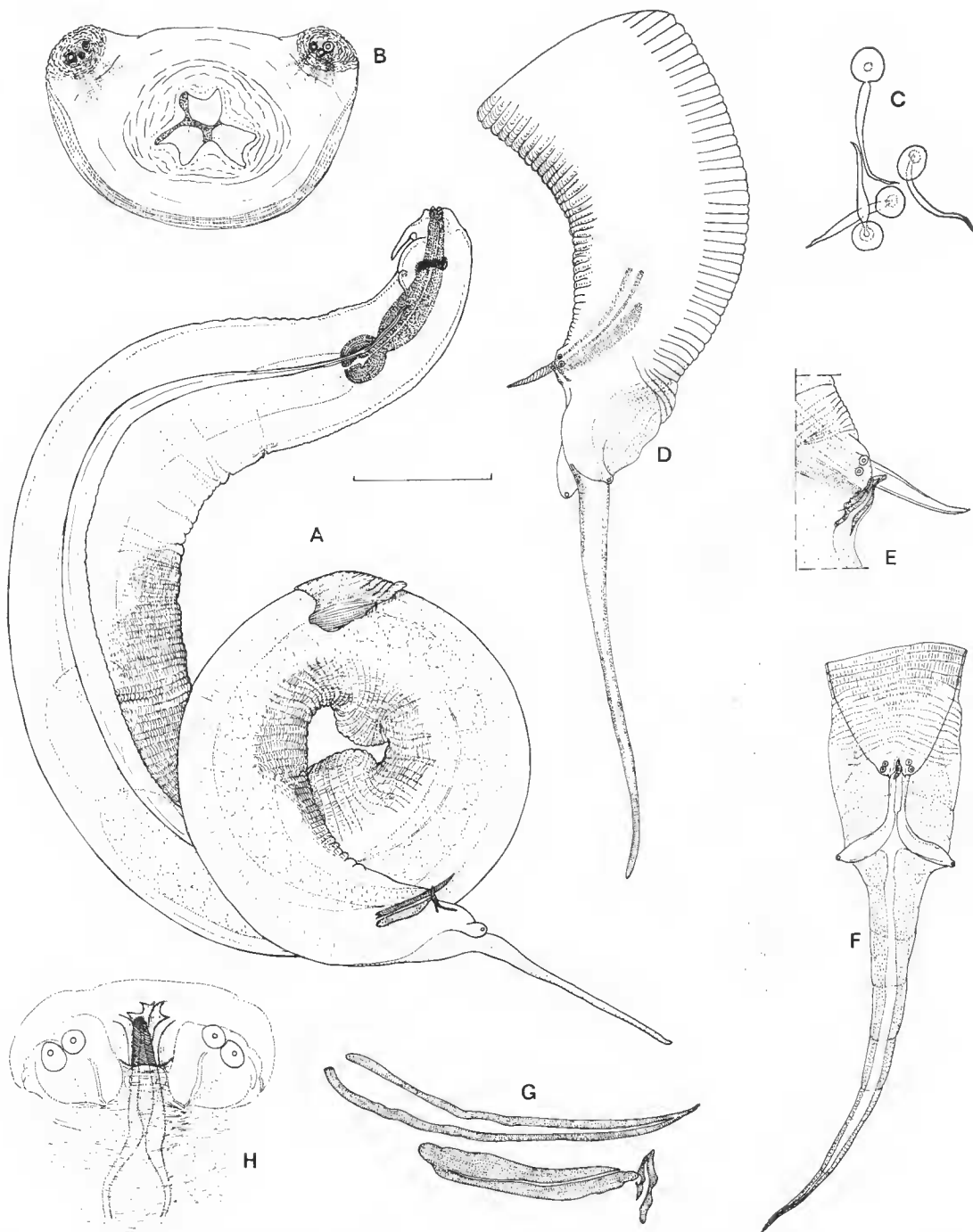


FIG. 1. — *Acanthoxyurus (Petronema) shortridgei* Mönnig, 1931. ♂ A, vue latérale droite, sujet portant une selle de copulation ; B, plateau céphalique, vue apicale ; C, spermatozoïdes ; D, bourse caudale, vue latérale gauche ; E, région du cloaque, vue latérale droite ; F, bourse caudale, vue ventrale ; G, organes copulateurs, vue latérale droite ; H, ouverture du cloaque, vue postéro-ventrale. (Échelle : A, 500 μ m ; B et H, 60 μ m ; C, 30 μ m ; D et F, 300 μ m ; E et G, 150 μ m.)



FIG. 2. — *Acanthoxyurus (Petronema) shortridgei* Mönnig, 1931. ♂, A-E, Extrémité céphalique : A, vue dorsale ; B, vue dorso-latérale droite ; C, coupe transversale au niveau des ailes cervicales ; D, détail de la précédente ; E, vue apicale. — F-I, Ornementation ventrale : F, coupe transversale au milieu du corps ; G, *id.* au niveau du premier mamelon ; H, mamelon en vue ventrale ; I, détail de la précédente. (Échelle : D et I, 100 μ m ; le reste, 250 μ m.)

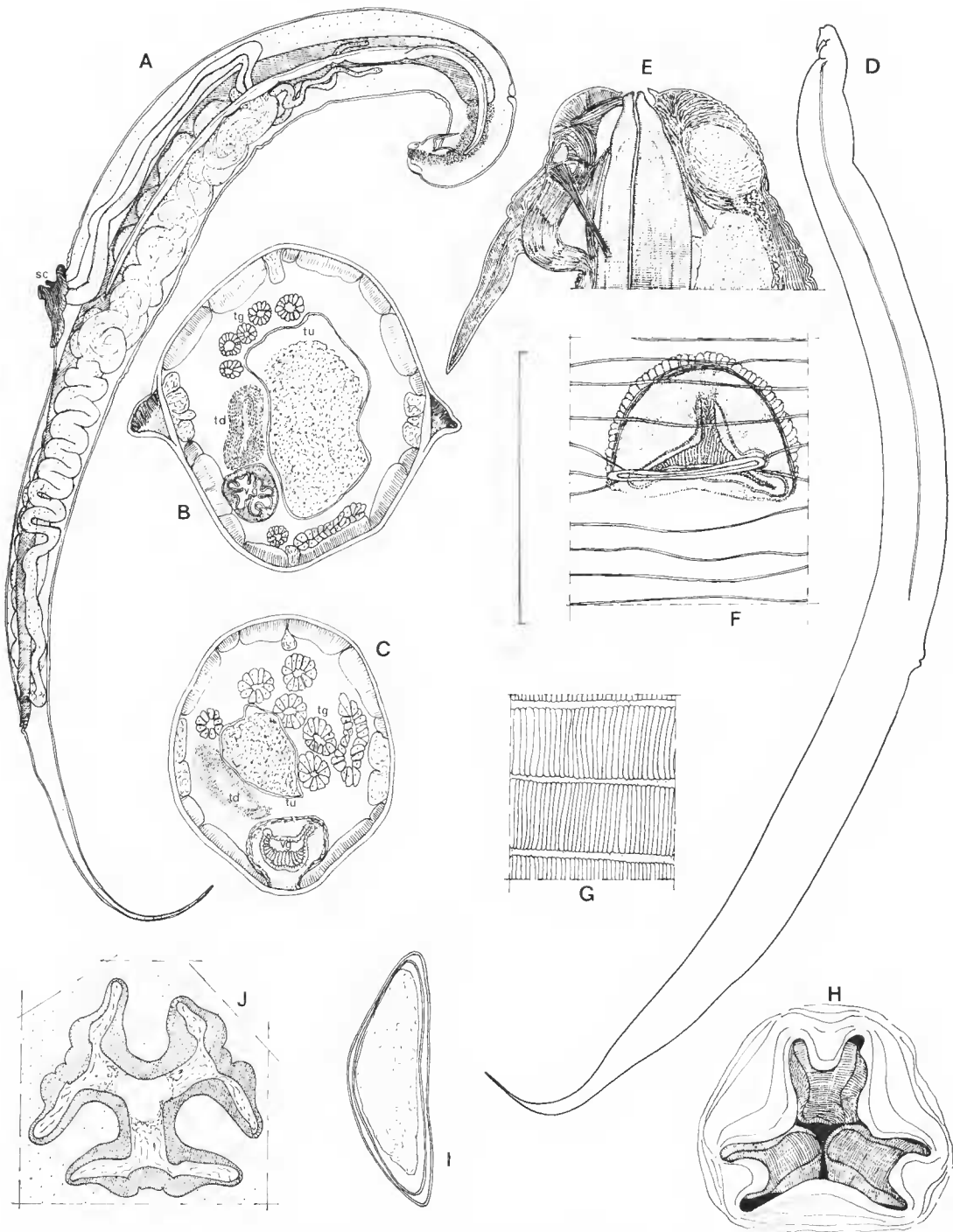


FIG. 3. — *Acanthoxyurus (Petronema) shortridgei* Mönnig, 1931, ♀. A-C, Jeune adulte inséminée (1 mm, portant une selle de copulation) : A, vue latérale gauche ; coupes transversales, B, antérieure à la vulve, C, au niveau de la vulve. — D-J, Adulte gravide (3 mm) : D, vue latérale droite ; E, tête, coupe parasagittale ; F, vulve, vue ventrale ; G, détail de l'ornementation cuticulaire post-vulvaire ; H, ouverture buccale ; I, œuf ; J, coupe optique au niveau des dents œsophagiennes, vue apicale. (sc, selle de copulation ; td, tube digestif ; tg, tube génital ; tu, trompe utérine ; vg, vagin.) (Échelle : A, 2 mm ; B, C et F, 600 μ m ; D, 6 mm ; E, 300 μ m ; G et I, 180 μ m ; H et J, 60 μ m.)

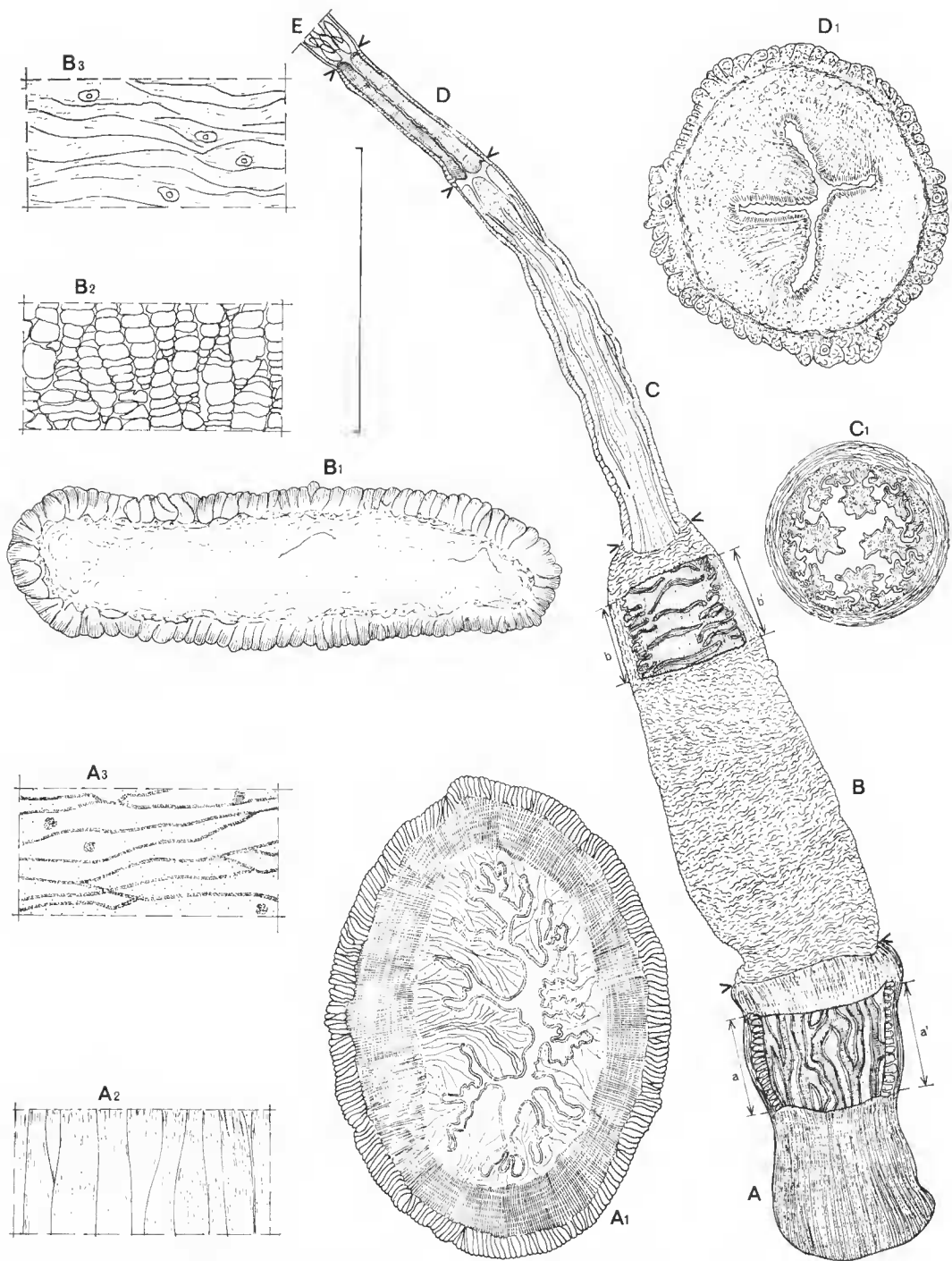


FIG. 4. — *Acanthozyurus (Petronema) shortridgei* Mönnig, 1931. Ovjecteur d'une femelle gravide de 3 mm : A, B, C et D, vue dorsale de quatre segments du vagin ; E, trompe utérine. A₁, B₁, C₁ et D₁ coupes transversales des segments A, B, C et D respectivement. A₂, couche musculaire superficielle et A₃, couche profonde du segment A, vue de face. B₂ et B₃, *id.*, pour le segment B. (aa', bb', C, D et E en coupe optique.) (Échelle : A à E, 1 mm ; A₁, B₁ et C₁, 300 µm ; A₂ et A₃, 60 µm ; B₂, B₃ et D₁, 120 µm.)

d'ailes cervicales en position latéro-dorsale, et la présence chez les mâles connus (quatre espèces sur six) d'une ornementation ventrale, d'une bourse caudale et d'un crochet accessoire au gubernaculum analogues à ceux que nous venons de décrire.

Le parasite du *Petromus* se distingue pourtant des parasites d'Anomaluriné par les caractères suivants :

— la disposition de l'ouverture buccale ; dans les autres espèces on observe en effet soit une ouverture béante, sans lèvres, soit trois lèvres bien développées ;

— la disposition des terminaisons nerveuses céphaliques qui ne sont regroupées en position latéro-dorsale dans aucune autre espèce ;

— la longueur importante du vagin et sa différenciation en segments morphologiquement distincts ; chez les parasites d'Anomaluriné le vagin est court et simple ;

— la forme triangulaire de l'œuf qui dans les autres espèces est arrondi ;

— la taille importante des femelles adultes qui approche 3 cm chez *A. shortridgei* alors qu'elle dépasse rarement 1 cm dans les autres espèces ;

— l'absence chez les mâles des parasites d'Anomaluriné de crochets céphaliques et d'ailes cervicales.

A. shortridgei possède par conséquent des caractères particuliers importants et parasite un hôte appartenant à un groupe zoologique et provenant d'une sous-région géographique distincts. Nous proposons de créer pour cette espèce un nouveau sous-genre : *Petro-nema* n. subgen.

TABLEAU I. — Mensurations (en μm)

	<i>Acanthoxyurus shortridgei</i>		<i>Heteroxytnema cafer</i>
	♂	♀	♀
Écart des pores amphidiaux	100	140	30
Longueur du corps	7 300	10 100	5 350
Largeur du corps	550	730	250
Diamètre du bulbe	160	200	100
Longueur de l'œsophage	700	850	575
Distance apex :			
a. nerveux	180	60	130
pore excréteur	1 000	850	820
vulve		4 800	2 400
1 ^{er} mamelon	3 500		
2 ^e mamelon	4 500		
Longueur de la queue	1 000	2 200	500
Longueur de la pointe caudale	800		
Longueur du spicule	410		
Longueur du gubernaculum	260		
Dimensions des œufs		110 × 40	60 × 30

SYSTÉMATIQUE

Genre *Acanthoxyurus* Sandground, 1928 (sensu Quentin, 1974) [= *Syphaciuris* Skrjabin et Schikhobalova, 1951 ; *Acanthoxyuris* (Sandground, 1928) Skrjabin, Schikhobalova et Lagodovskaya, 1960], Oxyuridae parasite de Rongeurs éthiopiens.

Deux sous-genres :

1. Sous-genre *Acanthoxyurus*, Sandground, 1928, parasite de Rongeurs Anomaluriné. Espèce-type : *Acanthoxyurus* (*Acanthoxyurus*) *anomaluri* Sandground, 1928, parasite d'*Anomalurus derbianus* (Gray) au Tanganyka et en Angola. Autres espèces : *A.* (*Acanthoxyurus*) *obubra* (Baylis, 1936), parasite d'*A. peli* Temminck au Cameroun, au Nigeria et en Côte d'Ivoire ; *A.* (*Acanthoxyurus*) *vincenti* Quentin, 1974, parasite d'*Anomalurus* sp. et d'*A. derbianus* au Cameroun ; *A.* (*Acanthoxyurus*) *hunkereli* Quentin, 1974, parasite d'*A. peli* en Côte d'Ivoire ; *A.* (*Acanthoxyurus*) *coronata* Quentin, 1974, parasite d'*A. derbianus* en Côte d'Ivoire.

2. Sous-genre *Petronema* n. subgen. parasite de Rongeurs Thryonomyidés. Espèce-type unique : *Acanthoxyurus* (*Petronema*) *shortridgei* Mönnig, 1931, parasite de *Petromus typicus* A. Smith en Afrique du Sud.

INTERPRÉTATION

Le sous-genre *Petronema* possède des caractères très spécialisés : regroupement des terminaisons nerveuses céphaliques sur deux pédoncules latéraux ; présence chez le mâle d'un type d'ornementation céphalique qui dans l'autre sous-genre n'appartient qu'aux femelles ; différenciation poussée du vagin.

Or, dans un travail récent (HUGOT, 1982), nous avons montré que le genre *Acanthoxyurus*, parasite d'Anomaluriné, et le genre *Zenkoxyuris* Quentin, 1974, parasite de Zenkerelliné, forment un petit ensemble particulier, bien diversifié et spécifique des Anomaluridés.

La présence chez *Petromus*, qui appartient à un groupe de Rongeurs très différent, d'un parasite d'Anomalure hyperévolué doit donc vraisemblablement être interprétée comme le résultat d'une capture.

***Heteroxyinema* (*Nadinema*) *cafer* n. subgen. n. sp.**

MATÉRIEL. — Onze femelles adultes à différents stades de maturité provenant du tube digestif d'un *P. typicus*, Med. Ec. Lab. coll. 76-19 : 11 (Pella Kenhardt District), associés à quatre mâles adultes d'*A. shortridgei*. MNHN 202 KB.

DESCRIPTION

Caractères céphaliques : Ouverture buccale hexagonale, limitée par six lobes labiaux correspondant chacun à une des papilles du cycle labial interne (fig. 5 D) ; six appendices digiti-

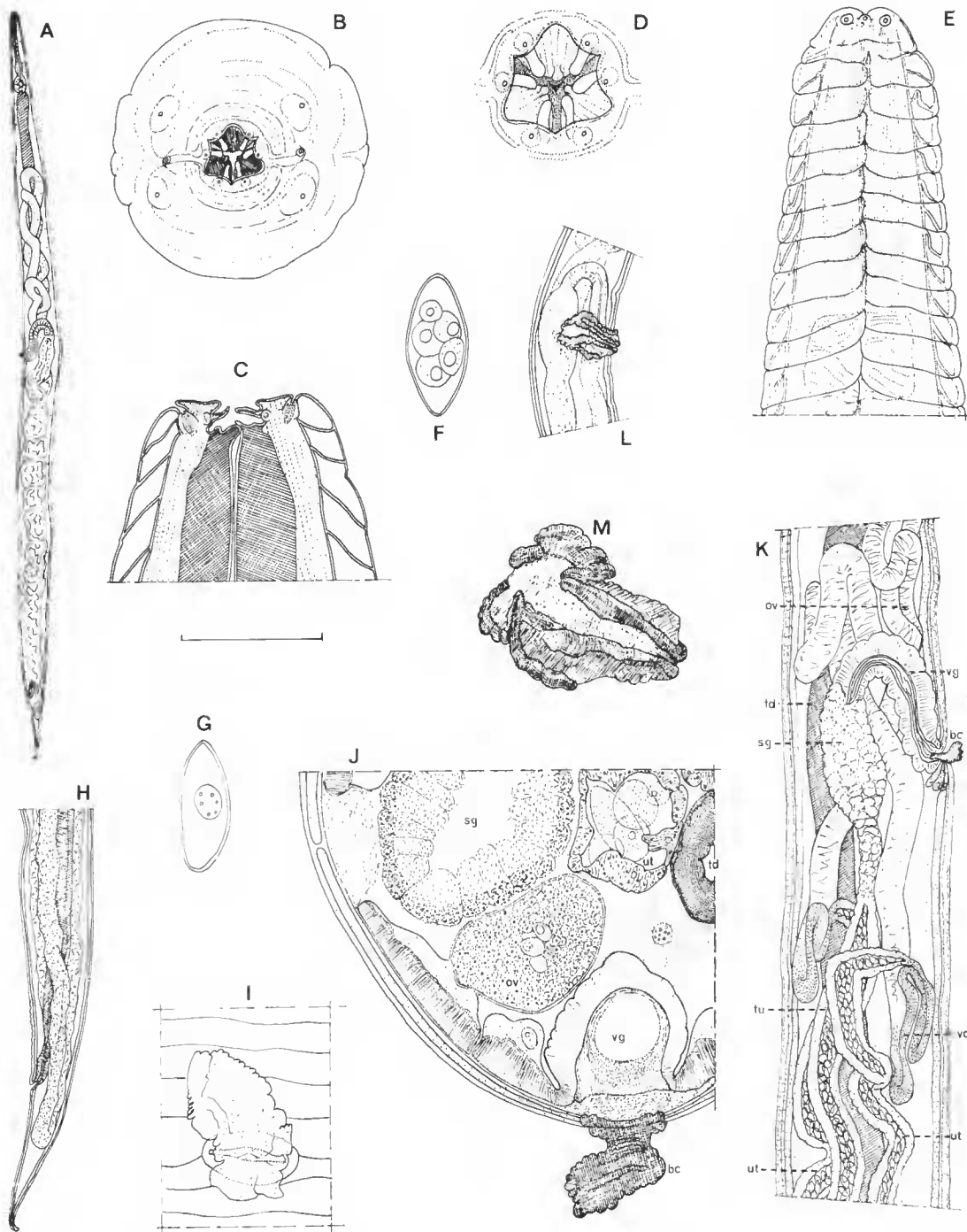


FIG. 5. — *Heteroxynema (Nadinema) cafer* n. sp. ♀. A, vue latérale gauche ; B, tête, vue apicale ; C, *id.*, vue ventrale, coupe optique passant par les amphides ; D, ouvertur buccale (détail) ; E, région cervicale, vue latérale gauche ; F, œuf segmenté (trompe utérine) ; G, œuf non segmenté (utérus) ; H, extrémité caudale, vue latérale gauche ; I, bouchon de copulation et vulve, vue ventrale ; J, détail d'une coupe transversale passant par la vulve ; K, région périvulvaire, vue latérale droite ; L, *id.*, spécimen portant une selle de copulation ; M, selle de copulation. (bc, bouchon de copulation ; ov, ovaire ; ovd, oviducte ; sg, segment glandulaire ; ut, utérus ; v, vulve ; vg, vagin.) (Échelle : A, 1 mm ; B et C, 30 μ m ; D, 15 μ m ; E, F, G, I et J, 60 μ m ; H et K, 300 μ m ; L, 500 μ m ; M, 150 μ m.)

formes, qui semblent chacun prolonger une papille labiale interne, font saillie dans la lumière buccale (fig. 5 D et C) ; trois dents œsophagiennes fortes se terminent chacune antérieurement par un petit denticule médian (fig. 5 C et D) ; quatre papilles céphaliques rapprochées des amphides encadrent l'ouverture buccale (fig. 5 B).

Caractères cuticulaires : Ailes cervicales et latérales absentes. Dans la région cervicale, cuticule dilatée ornée par des interstries légèrement recouvrantes effectuant leur jonction de chaque côté sur une ligne de séquence latérale (fig. 5 C et E).

Caractères génitaux : Ovéjecteur constitué par trois segments ; la trompe utérine (tu) prend naissance dans la région anale et se prolonge un peu en avant de la vulve par un segment glandulaire (sg) puis par le vagin (vg) en forme de V renversé, à paroi fortement musclée (fig. 5 H, J et K). L'un des spécimens étudiés portait une selle de copulation, formation sécrétée par le mâle au cours de l'accouplement (fig. 5 L et M) ; on remarque sa position très latérale, ne recouvrant pas l'ouverture vulvaire, et sur sa face « externe » l'empreinte laissée par la région caudale du mâle (fig. 5 M). Bouehon de copulation (fig. 5 A, I, J, K), formation qui obture l'ouverture vulvaire après l'insémination, présent chez tous les spécimens étudiés (y compris la jeune femelle portant la selle de copulation). Œuf à paroi mince, non operculé, non embryonné (fig. 5 F et G).

Mensurations (voir tabl. I).

DISCUSSION

La disposition de l'ovéjecteur observée chez nos spécimens est caractéristique de la sous-famille des *Heteroxyneumatinae* (Skrjabin et Seikhobalova, 1950) sensu QUENTIN, 1975. A l'intérieur de cette sous-famille, les différents genres sont caractérisés essentiellement par les caractères génitaux des mâles et il nous est par conséquent difficile de préciser la position systématique des parasites du *Petromus*.

On peut toutefois faire les remarques suivantes :

— les caractères de nos spécimens ne correspondent à aucune des espèces connues et il s'agit donc d'une espèce nouvelle ;

— la présence simultanée d'un bulbe valvulé, de dents œsophagiennes fortes, d'un vagin en V, d'un segment glandulaire dilaté en ampoule et relativement long, et d'œufs à coque mince, n'est rencontrée que dans le genre *Heteroxyinema* Hall, 1916 ;

— nos spécimens ne peuvent toutefois être classés dans aucun des trois sous-genres distingués chez *Heteroxyinema* par QUENTIN (1975) en raison de leurs structures buccales très particulières, et de l'absence chez eux d'ailes cervicales (présentes dans toutes les autres espèces du genre et chez la plupart des *Heteroxyneumatinae*) ;

— le genre *Heteroxyinema* est connu soit chez des Sciuridés holarctiques, soit chez des Caviomorphes néotropicaux et il s'agit donc pour ce genre d'une localisation géographique et d'un hôte nouveau.

Nous proposons par conséquent de classer provisoirement notre matériel dans un nouveau sous-genre rattaché au genre *Heteroxyinema*, *Nadinema* n. subgen. dédié à Mme Nadine VAYSSAÏRAT, et dans une nouvelle espèce, *Heteroxyinema* (*Nadinema*) *cafer* n. subgen. n. sp., en raison de sa provenance sud-africaine.

SYSTÉMATIQUE

Genre *Heteroxytnema* Hall, 1916, Heteroxytnematidae, Heteroxytnematinae, parasite de Rongeurs.

Quatre sous-genres :

1. Sous-genre *Heteroxytnema* Hall, 1916, parasite de Rongeurs Sciuridés néarctiques. Espèce-type unique : *Heteroxytnema* (*Heteroxytnema*) *cucullatum* Hall, 1916, parasite d'*Eutamias amoenus* (J. A. Allen) au Colorado, d'*E. minimus* (Bachman) en Alaska et d'*E. palmeri* Merriam au Nevada.

2. Sous-genre *Proxyuronema* Quentin, 1975, parasite de Sciuridés paléarctiques. Espèce-type : *Heteroxytnema* (*Proxyuronema*) *getula* (Seurat, 1915), parasite d'*Atlantoxerus getulus* (Gessner) au Maroc. Autre espèce *H. (P.) probosciphora* (Biocca et Chabaud, 1955), parasite de *Xerus rutilus* Cretzschm en Somalie.

3. Sous-genre *Cavioxyura* Quentin, 1975, parasite de Caviomorphes néotropicaux. Espèce-type : *Heteroxytnema* (*Cavioxyura*) *chilensis* Quentin, 1975, parasite d'*Octodon degus* (Molina) au Chili. Autres espèces : *H. (C.) wernecki* Freitas et Almeida, 1936, parasite de *Galea musteloides leucoblephara* Bumeister en Argentine, et *H. (C.) caviella* (Freitas, Lent et Almeida, 1937), parasite de *Caviella australis* (Geoffr.) en Argentine.

4. Sous-genre *Nadimena* n. subgen., parasite de Rongeurs Thryonomyidés éthiopiens. Espèce-type unique : *Heteroxytnema* (*Nadinema*) *cafer* n. sp., parasite de *Petromus typicus* A. Smith en Sud-Afrique.

INTERPRÉTATION

Le genre *Heteroxytnema* n'était pas connu jusqu'ici dans la région éthiopienne et le parasite du *Petromus* est d'autre part le premier Heteroxytnematidae décrit chez un Rongeur Hystricognathe de l'Ancien Monde.

La connaissance complète de la morphologie d'*H. cafer* permettra peut-être de mieux comprendre l'évolution du genre *Heteroxytnema* dont la répartition en deux blocs, l'un parasite de Sciuridés holarctiques, l'autre de Caviomorphes néotropicaux, paraît pour le moment difficile à interpréter.

CONCLUSION

Les Oxyures appartenant à la sous-famille des Heteroxytnematinae (Heteroxytnematidae) parasitent presque exclusivement des Rongeurs et il est fréquent de les trouver associés chez le même animal avec un Oxyuridae. Deux lignées parasitaires, bien distinctes par leur morphologie, ont donc évolué parallèlement chez les mêmes hôtes. Le cas des Rongeurs est particulier : chez la plupart des autres Mammifères on connaît en effet un seul Oxyure et il s'agit presque toujours d'un Oxyuridae.

Remerciements

L'ensemble du matériel utilisé pour ce travail nous a été prêté par le Dr. A. VESTER du Veterinary Research Institute de Prétoria que nous remercions pour son aimable collaboration.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAYLIS, H. A., 1936. — Some parasitic worms from the British Cameroons. *Ann. Mag. nat. Hist.*, sér. 10, **17** : 257-272.
- BIOCCA, E., et A. G. CHABAUD, 1955. — Curieuse structure œsophagienne d'un Oxyuride *Dermatoxys probosciphora* n. sp. parasite de Xerus. *Annls Parasit. hum. comp.*, **30** (4) : 339-345.
- CHALINE, J., et P. MEIN, 1979. — Les Rongeurs et l'Évolution. Doin Éd., Paris : 235 p.
- FREITAS, J. F. T., et J. L. ALMEIDA, 1936. — Segunda contribuição ao conhecimento da fauna helminthologica de Argentina : *Heteroxynema wernecki* n. sp. *Mems. Inst. Oswaldo Cruz*, **31** (2) : 185-188.
- FREITAS, J. F. T., H. LENT, et J. L. ALMEIDA, 1938. — *Aspiculuris caviellae* a new name for *Aspiculuris schulzi* Freitas, Lent and Almeida, 1937 preoccupied. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, **5** (7) : 65.
- HALL, M. C., 1916. — Nematode parasite of Mammals of the orders Rodentia, Lagomorpha and Hyracoidea. *Proc. U.S. natn Mus.*, **50** : 1-258.
- HOFFSTETTER, R., 1972. — Relationships, Origins, and History of Ceboïd Monkeys and Caviomorph Rodents : A Modern Reinterpretation. *Evolutionary Biology*, vol. 6 : 323-347. Ace. Educational Division/Meredith Corporation N.Y. (U.S.A.) : 444 p.
- HUGOT, J. P., 1982. — *Zenkoryuris quentini* (Nematoda) : un nouvel oxyure d'Anomalure. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **4**, A, (1-2) : 45-59.
- LAVOCAT, R., 1971. — Affinités systématiques des Caviomorphes et des Phiomorphes et origine africaine des Caviomorphes. *Anais Acad. bras. Cienc.*, **43**, suppl. : 515-522.
- 1973. — Les Rongeurs du Miocène du Kenya. 1. Miocène inférieur. École Pratique des Hautes Études. Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier, n° 1 : 284 p.
- MÖNNIG, H. O., 1931. — A second species of the Nematode genus *Acanthoxyurus*. *17th Rep. Vet. Res. Un. S. Afr.* : 269-272.
- QUENTIN, J. C., 1974. — Sur les Oxyures d'Anomalures. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 256, Zool. 178 : 1507-1523.
- 1975. — Essai de classification des Oxyures Heteroxynematidae. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. A, Zool., **94** : 51-96.
- SANDGROUND, J. H., 1928. — Some new Cestode and Nematode Parasites from Tanganyika Territory. *Proc. Boston Soc. nat. Hist.*, **39** (4) : 131-150.
- SEURAT, L. G., 1915. — Sur deux nouveaux Oxyures du Maroc. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. N.*, **7** : 24-31.
- 1920. — Histoire Naturelle des Nématodes de la Berberie. Première partie : morphologie, développement, éthologie et affinités des Nématodes. Alger, Imprimerie S. Stanval : 221 + vi p.
- SKRJABIN, K. I., et N. P. SCHIKHOBALOVA, 1950. — Une révision de la classification de la famille des Heteroxynematidae Skrzabin et Schikhobalova, 1948. (En russe.) *DAN SSR*, **71** (3) : 589-591.

- SKRJABIN, K. I., et N. P. SCHIKHOBALOVA, 1951. — Clefs pour l'identification des Nématodes parasites, Vol. 2. Oxyurata et Ascaridata. (En russe.) Moska, Izd. AN SSR.
- SKRJABIN, K. I., N. P. SCHIKHOBALOVA, et E. A. LAGODOVSKAYA, 1960. — Oxyurata of animals and man. Part 1. Oxyuroidea. Principles of Nematology, Vol. VIII, edited by Academician K. I. Skrjabin. *Moscow : Izdatel' stvo Akademii Nauk SSSR*, 557 p. Translated from the russian by Israel Program for Scientific Translation. Jérusalem, 1974.